第2講　生殖と発生

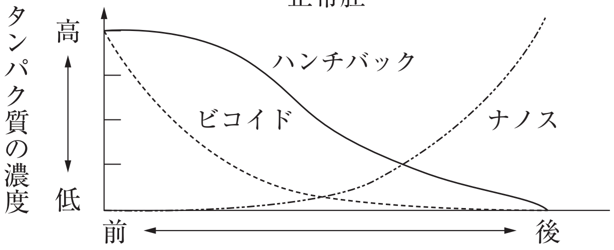
【1】 以下の文を読み，問1～問6に答えなさい。

カエルでは，受精時から第一卵割までのあいだに，卵の［ア］が起きる。この［ア］によって精子侵入点の反対側の赤道部に［イ］が生じる。この［イ］の側は将来の［ウ］側になる。一方，ショウジョウバエの未受精卵には，［エ］であるビコイドmRNAが胚の前端に，ナノスmRNAが胚の後端に局在している。これらの局在パターンが前後軸の決定に重要な役割を果たしている。その後，細胞が増殖した胚は，やがて細胞群ごとに区画化されていく。これは［エ］が各種［オ］遺伝子の発現を制御し，その［オ］遺伝子から合成されるタンパク質が次の段階の［オ］遺伝子の発現を段階的に制御しているためである。最終的には各種ホメオティック遺伝子が体の各部位で発現し，体節ごとに決まった構造を生み出す。

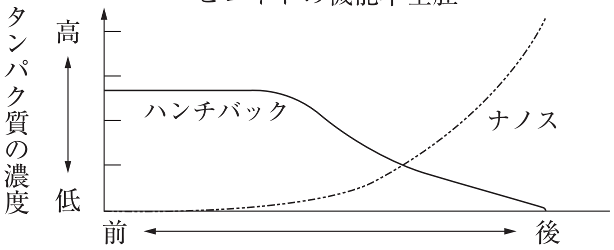
問1　文中の［ア］～［オ］に入る最も適切な語句を書きなさい。

問2　ショウジョウバエの胚においてビコイド，ナノス，およびそれらによって制御されるギャップ遺伝子の一種であるハンチバックのタンパク質は，前後軸に沿って，図上段(正常胚)のような分布を示している。さらに，ビコイドの機能を失った突然変異胚でのハンチバックタンパク質の分布を中段に，遺伝子組換え技術によりビコイドを全身で発現させた胚におけるハンチバックタンパク質の分布を下段に示した。これら3種の胚におけるタンパク質の分布パターンから導くことができる結論を次の①～⑬の文章から1つ選び，番号で答えなさい。

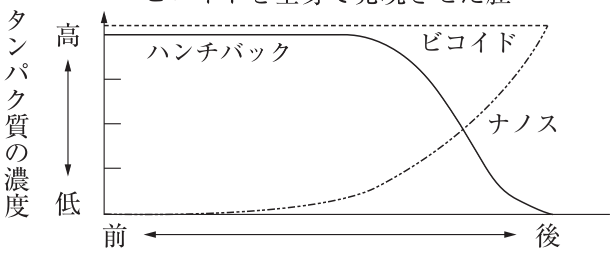
正常胚



ビコイドの機能不全胚



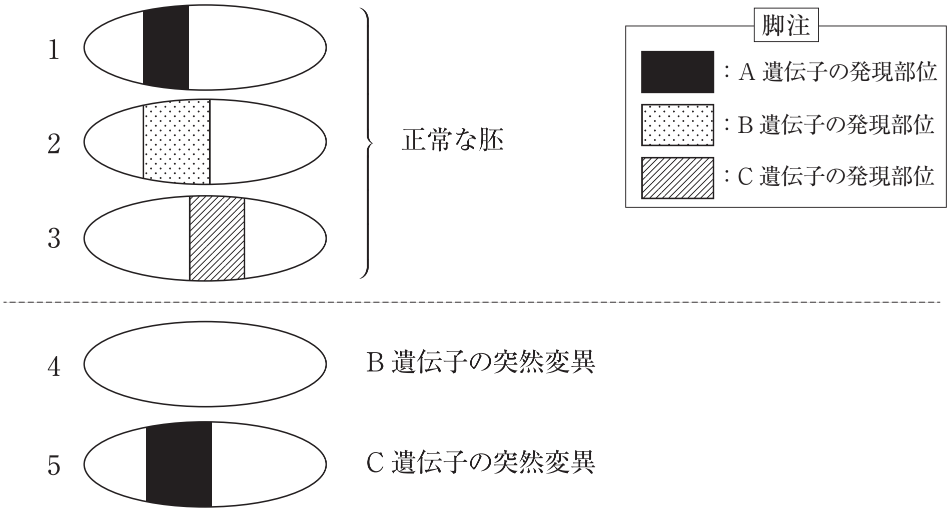
ビコイドを全身で発現させた胚



①　ビコイドはハンチバックのタンパク質合成を阻害する。
②　ビコイドはハンチバックのタンパク質合成を促進する。
③　ビコイドはナノスのタンパク質合成を阻害する。
④　ビコイドはナノスのタンパク質合成を促進する。
⑤　ナノスはハンチバックのタンパク質合成を阻害する。
⑥　ナノスはハンチバックのタンパク質合成を促進する。
⑦　ナノスはビコイドのタンパク質合成を阻害する。
⑧　ナノスはビコイドのタンパク質合成を促進する。
⑨　ハンチバックはビコイドのタンパク質合成を阻害する。
⑩　ハンチバックはビコイドのタンパク質合成を促進する。
⑪　ハンチバックはナノスのタンパク質合成を阻害する。
⑫　ハンチバックはナノスのタンパク質合成を促進する。
⑬　この実験からはいずれの結論も得られない。

問３　ナノスのタンパク質が問2の図の上段のような濃度勾配を形成する機構をナノスのmRNAの分布パターンも踏まえて40字以内で書きなさい。

問４　下図の１，２，３では，それぞれギャップ遺伝子Ａ，Ｂ，Ｃが発現している部位を脚注のように示している。これらＢ，Ｃのタンパク質はＡ遺伝子の発現を制御していることが知られている。下図４，５はそれぞれＢ，Ｃ遺伝子に突然変異が生じ，その機能が失われた胚におけるＡのタンパク質の分布を示している。遺伝子組換え技術を用いてＢあるいはＣ遺伝子を胚全体で発現させた際のＡ遺伝子の発現部位を１～５の図を参考に黒く塗りつぶしなさい。発現部位がない場合は「なし」と記せ。



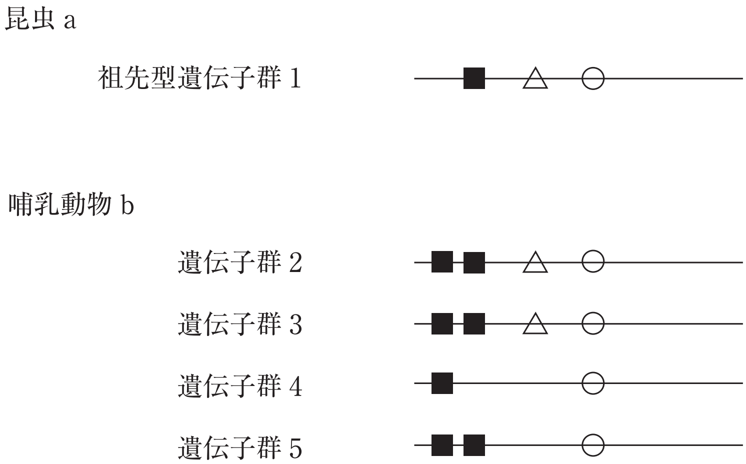
問５　下線部のホメオティック遺伝子の染色体上の並び方には，ある特殊な規則性が存在する。この規則性を20字以内で書きなさい。

問６　一連のホメオティック遺伝子群はショウジョウバエでは染色体上の１箇所に，哺乳動物では４箇所に存在している。ある昆虫ａは哺乳動物の祖先型遺伝子群１をもっている。この遺伝子群１と哺乳動物ｂのホメオティック遺伝子群の並び方を遺伝子群ごとに下図に示した。昆虫ａの遺伝子群１から哺乳動物ｂの遺伝子群２～５は合計５回の出来事（１段階目から５段階目）によってつくりだされた。なお，これらのうち２回の出来事は全染色体の倍化であった。

各遺伝子群で起きた出来事を説明している文を1～7の中から選び，その出来事が起きた遺伝子群番号とともに順に並べなさい。ただし，2つの遺伝子群の祖先となる遺伝子群になんらかの出来事が起きた場合は，例にならってその両方の遺伝子の番号を答えなさい。

解答例

遺伝子群	出来事
1	4
2，3	3
—	1



＊図中の■，△，○はそれぞれの動物における相同なホメオティック遺伝子を示す。

1．全染色体の倍化が起きた。
2．遺伝子■が重複した。
3．遺伝子■が欠失した。
4．遺伝子△が重複した。
5．遺伝子△が欠失した。
6．遺伝子○が重複した。
7．遺伝子○が欠失した。

【２】

次の文章を読んで以下の設問に答えよ。

ブレナーは，発生や神経形成メカニズムの解明を目的として，*Caenorhabditis elegan*（以後，センチュウと呼ぶ）を多細胞生物のモデル生物として確立することを主導した人物である。センチュウは，研究室では大腸菌を餌として寒天培地上で容易に飼育することができる。有性生殖を行う2倍体であり，体長は約1mmで，成体の体でも僅か1000個程の細胞でできている。通常雌雄同体で，１個体の生殖巣の中で卵と精子が共に作られ体内受精して陰門から産出される（図１）。１個体は300～400の受精卵を産み，３日で成体になる。そして性染色体の不分離により約0.2％の割合で雄が生ずる。

ブレナーらは，まずセンチュウの遺伝学的研究手法を確立した。(a)薬剤で点突然変異を導入し，形態，運動など，表現型を実体顕微鏡下で容易に見分けられる変異体を見つけていった。また雄個体と雌雄同体個体を交配させ，染色体の組み換えや遺伝子地図の作成などにも次々と成功した。

同僚のサルストンは，センチュウの発生においてそれぞれの細胞がどのように分裂し何に分化したかを追跡・記録して全細胞の細胞系譜を明らかにした。センチュウの体は透明で，特殊な顕微鏡下では全ての細胞の核を生きたまま視認することができた。そこで彼は，一匹のセンチュウが動きながら成長を続けられる状態で一つ一つの細胞の核や分裂を顕微鏡下で追跡し，孵化後の幼虫から成虫までの細胞系譜を完成した。続いて(b)受精卵から孵化までの細胞系譜も同様の方法で明らかにされ（図２），ついに一つの受精卵から成体までの全細胞系譜が決定された。さらに，雌雄同体の胚では671個の細胞が生じ，113個の決まった細胞が細胞死を引き起こすこと，そして細胞系譜は個体によらず一定していることも明らかになった。

発生運命に従って決まった時期に細胞が死を迎える現象をプログラム細胞死と呼ぶ。センチュウの細胞で細胞死を迎えた細胞の核は特徴的な凝集を示し容易に顕微鏡下で識別できる。ホルビッツらは上述の結果を拠り所にして，細胞核の凝集を指標に細胞死の変異体を複数作成した。その中で(c)最も重要な変異体は*ced*（*cell-death abnormal*）*-3*変異体と*ced-9*変異体であろう。*ced-3*変異，*ced-9*変異ともに正常遺伝子の機能が損なわれた劣性変異である。劣性ホモ接合体の*ced-3*変異体，あるいは*ced-9*変異体で，発生のある部分の細胞系譜に注目すると細胞死の出現パターンに異常が観察される（図３）。高等動物でもアポトーシスとして細胞死が知られていたが，センチュウの研究は細胞死に関わる遺伝子を次々と明らかにし，細胞死のメカニズム解明への道を切り開いた。CED-3タンパク質とCED-9タンパク質は(d)ヒトのアポトーシスの主要調節因子と相同な分子であることが今では明らかになっている。

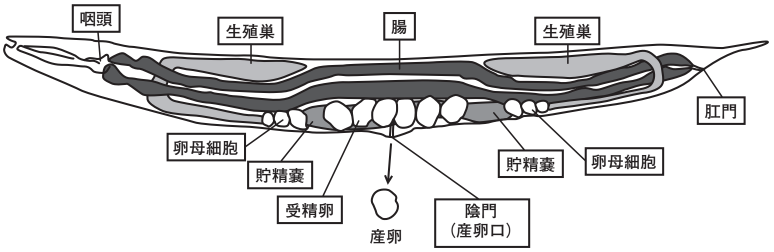


図１　センチュウの成体の体構造

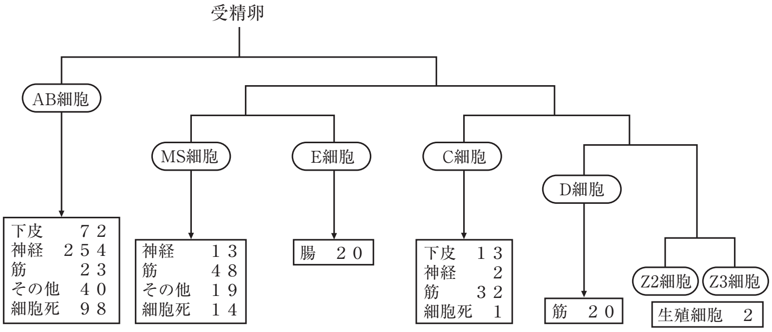


図２　受精卵からの初期卵割の細胞系譜と細胞分化の概要

（角の丸い枠）は割球細胞を意味し、（四角い枠）は孵化の段階で分化した細胞種と細胞数を示している。
また、各分岐は１回の細胞分裂を意味する。

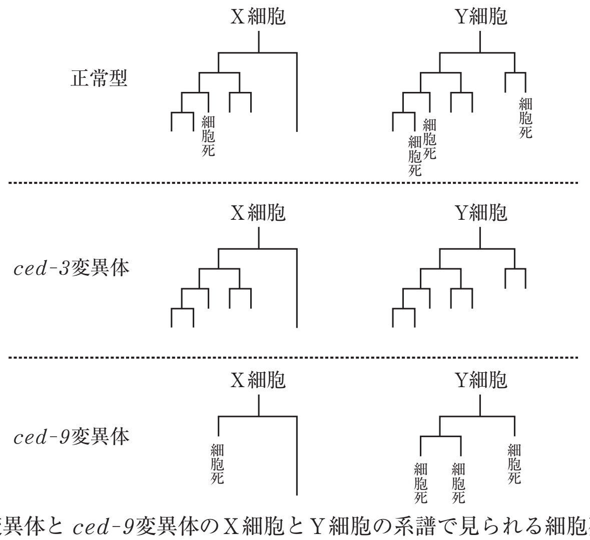


図３　*ced-3*変異体と*ced-9*変異体のＸ細胞とＹ細胞の系譜で見られる細胞死異常の表現型

分岐は一回の細胞分裂を意味する。細胞死の表記のない細胞は生存している。

問１　センチュウは，寄生性の回虫と同じ動物門に属する。その動物門名を答えよ。

問２　雌雄同体の生物種を以下の(あ)～(お)より２つ選び記号で答えよ。
(あ)　ミミズ　(い)　オオカミ　(う)　アブラムシ
(え)　カタツムリ　(お)　クマノミ

問３　下線部(a)について，薬剤の作用でセンチュウの運動制御に関わる常染色体上の正常遺伝子Uに点突然変異が導入され，潜性(劣性)変異遺伝子uが生じたとする。変異遺伝子uのホモ接合体(uu)は運動制御が不全のため，寒天培地上で独特の奇妙な動きを見せる。いま，遺伝子型Uuの雌雄同体の親１匹が200個の受精卵を生んだとして，寒天培地上の子(F_1)で奇妙な動きを見せる個体数を答えよ。

問４　下線部(b)について，図2は受精卵から初期卵割の細胞系譜と，各割球から分化・派生する細胞種の概要である。この図よりセンチュウの胚の割球と３胚葉の分化について考えられることを2つ挙げよ。

問５　下線部(c)について，図３を参考にしながら以下の(1)～(3)に答えよ。

(1)　図３より，正常野生型と比較して*ced-3*変異体と*ced-9*変異体の表現型の特徴をそれぞれ簡潔に答えよ。

(2)　*ced-3*と*ced-9*の正常型遺伝子の働きは，プログラム細胞死を促進するか抑制するか。

(3)　雄の*ced-3*変異体では，雄型の神経細胞に加えて，雄にはないはずの雌雄同体特有の神経細胞もみられた。この結果から分かるセンチュウにおける雄と雌雄同体の神経形成のメカニズムを記せ。(60字以内)

問６　下線部(d)について，ヒトの発生や恒常性の維持において，アポトーシスが細胞数を減らす役割を果たす例を2つ挙げよ。

＜Note＞

第２講

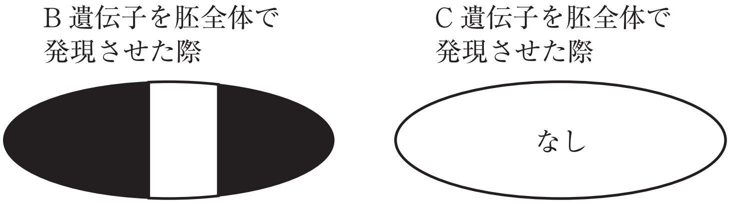
【１】

問1　ア　表層回転　　イ　灰色三日月環　　ウ　背
　　エ　母性因子　　オ　分節

問2　⑤

問3　胚の後端に局在するナノスmRNAから翻訳されたナノスタンパク質が前端に向けて拡散する。

問4　（次図）



問5　影響を及ぼす部位と同じ順番で並んでいる。

問6

遺伝子群	出来事
1	2
—	1
4，5	5
—	1
4	3

【２】

問１　線形動物門　　問２　(あ)，(え)　　問３　50個体

問４　解答例

・初期の割球と3胚葉の分化は必ずしも一致しない。

・E細胞が内胚葉性の組織を作る。・D細胞は中胚葉性の細胞しか生み出さない。

・AB細胞が最も多くの外胚葉性の細胞を生み出す。

問５　(1)　*ced-3*…細胞死が起こらない。
　　ced-9…本来細胞死が起こらない早い時期の細胞で細胞死が起こる。

(2)　*ced-3*…促進する。　*ced-9*…抑制する。

(3)　解答例

・発生過程において特定の神経細胞に細胞死が誘導されることで雄化が進行し，細胞死が誘導されない場合は雌雄同体となる。

問６　解答例

・手の発生における指の分離

・免疫寛容における免疫細胞の選別